Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (*Caprella mutica*)

Christian Turcotte et Bernard Sainte-Marie

Direction régionale des Sciences
Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

2009

Rapport manuscrit canadien des
sciences halieutiques et aquatiques 2903

Pêches et Océans Canada | Fisheries and Oceans Canada

Canada

Rapport manuscrit canadien des sciences halieutiques et aquatiques

Les rapports manuscrits contiennent des renseignements scientifiques et techniques qui constituent une contribution aux connaissances actuelles, mais qui traitent de problèmes nationaux ou régionaux. La distribution en est limitée aux organismes et aux personnes de régions particulières du Canada. Il n'y a aucune restriction quant au sujet; de fait, la série reflète la vaste gamme des intérêts et des politiques de Pêches et Océans Canada, c'est-à-dire les sciences halieutiques et aquatiques.

Les rapports manuscrits peuvent être cités comme des publications à part entière. Le titre exact figure au-dessus du résumé de chaque rapport. Les rapports manuscrits sont résumés dans la base de données *Résumés des sciences aquatiques et halieutiques*.

Les rapports manuscrits sont produits à l'échelon régional, mais numérotés à l'échelon national. Les demandes de rapports seront satisfaites par l'établissement auteur dont le nom figure sur la couverture et la page du titre.

Les numéros 1 à 900 de cette série ont été publiés à titre de Manuscrits (série biologique) de l'Office de biologie du Canada, et après le changement de la désignation de cet organisme par décret du Parlement, en 1937, ont été classés comme Manuscrits (série biologique) de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 901 à 1425 ont été publiés à titre de Rapports manuscrits de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Les numéros 1426 à 1550 sont parus à titre de Rapports manuscrits du Service des pêches et de la mer, ministère des Pêches et de l'Environnement. Le nom actuel de la série a été établi lors de la parution du numéro 1551.

Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences

Manuscript reports contain scientific and technical information that contributes to existing knowledge but which deals with national or regional problems. Distribution is restricted to institutions or individuals located in particular regions of Canada. However, no restriction is placed on subject matter, and the series reflects the broad interests and policies of Fisheries and Oceans Canada, namely, fisheries and aquatic sciences.

Manuscript reports may be cited as full publications. The correct citation appears above the abstract of each report. Each report is abstracted in the data base *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts*.

Manuscript reports are produced regionally but are numbered nationally. Requests for individual reports will be filled by the issuing establishment listed on the front cover and title page.

Numbers 1-900 in this series were issued as Manuscript Reports (Biological Series) of the Biological Board of Canada, and subsequent to 1937 when the name of the Board was changed by Act of Parliament, as Manuscript Reports (Biological Series) of the Fisheries Research Board of Canada. Numbers 1426 - 1550 were issued as Department of Fisheries and Environment, Fisheries and Marine Service Manuscript Reports. The current series name was changed with report number 1551.

Rapport manuscrit canadien des
sciences halieutiques et aquatiques 2903

2009

SYNTHÈSE DE LA BIOLOGIE DE LA CAPRELLE JAPONAISE
(*Caprella mutica*)

par

Christian Turcotte[1] et Bernard Sainte-Marie

Direction régionale des Sciences
Pêches et Océans Canada
Institut Maurice-Lamontagne
850, route de la Mer
Mont-Joli (Québec) G5H 3Z4

[1] Institut des sciences de la mer (ISMER), Université du Québec à Rimouski, 310 avenue des Ursulines, Rimouski (Québec) G5L 3A1

© Sa majesté la Reine du Chef du Canada, 2009.
N° de cat. FS97-4/2903 ISSN 0706-6589

On devra citer la publication comme suit :

Turcotte, C. et B. Sainte-Marie. 2009. Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (*Caprella mutica*). Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2903 : vii + 28 p.

This publication is also available in English.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX iv
LISTE DES FIGURES iv
RÉSUMÉ v
ABSTRACT vi
PRÉFACE vii
1.0 INTRODUCTION 1
2.0 NOM ET CLASSIFICATION 2
3.0 DESCRIPTION 2
3.1 Taxonomie des caprellidés et du genre *Caprella* 2
3.2 Changements de forme liés à la maturation sexuelle chez *C. mutica* 4
3.3. Les espèces semblables à *C. mutica* 6
4.0 RÉPARTITION ET DISPERSION 7
4.1 Aire de répartition indigène et tolérances physiologiques 7
4.2 Aire de répartition exotique 7
4.3 Voies d'introduction et modes de dispersion à grande et petite échelles 9
5.0 ÉCOLOGIE 12
5.1 Habitat 12
5.2 Diète des caprelles 13
5.3 Prédateurs naturels 15
6.0 REPRODUCTION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS 16
6.1 Reproduction 16
6.2 Dynamique des populations 17
7.0 IMPACTS DE L'INTRODUCTION DE LA CAPRELLE JAPONAISE 18
8.0 CONCLUSION 19
9.0 REMERCIEMENTS 20
10.0 RÉFÉRENCES 21

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Années et localités dans le monde où l'on a retrouvé *Caprella mutica* pour la première fois. 9

LISTE DES FIGURES

Figure 1. *Caprella mutica* mâle (haut) et femelle (bas). Tiré de Ashelby (2005) avec la permission de l'auteur. 3
Figure 2. Photo représentant une femelle mature de *Caprella mutica* d'environ 9 mm de longueur totale à l'exclusion des antennes. La poche marsupiale sous la femelle est formée par les oostégites (auteur : Thierry Gosselin). 5
Figure 3. Carte présentant la localité d'origine de *Caprella mutica*, où l'espèce a été décrite pour la première fois en 1935, et les années et les lieux des premières introductions de *Caprella mutica* sur d'autres continents des hémisphères nord et sud. 10

RÉSUMÉ

Turcotte, C. et B. Sainte-Marie. 2009. Synthèse de la biologie de la caprelle japonaise (*Caprella mutica*). Rapp. manus. can. sci. halieut. aquat. 2903 : vii + 28 p.

Caprella mutica est un crustacé amphipode qui a été décrit pour la première fois en 1935 à partir de spécimens capturés sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. Dans son habitat d'origine, *C. mutica* se retrouve principalement dans des halliers de zostères marines ou de macroalgues dans la zone infralittorale où la température varie entre –1,8 °C l'hiver et 25 °C l'été et la salinité entre 11 et 35. *C. mutica* a un potentiel de reproduction élevé : il y a deux générations par année, les femelles sont matures à une petite taille, sont relativement fécondes, se reproduisent plus d'une fois et le développement « direct » de la progéniture assure un bon niveau de survie. *C. mutica* a été introduite en Amérique du Nord, d'abord du côté Pacifique vers le début des années 1970, puis du côté Atlantique vers la fin des années 1990, ainsi qu'en Europe vers le milieu des années 1990. Les sites d'introduction de *C. mutica* dans l'hémisphère nord sont aux latitudes tempérées, boréales et subarctiques comprises entre 35 et 70 °N. Le transport d'organismes pour l'aquaculture et les eaux de ballast pourraient expliquer ces introductions transocéaniques. La dispersion secondaire de l'espèce le long des côtes pourrait être assurée par la navigation commerciale et de plaisance, la dérive sur des macroalgues et des débris flottants et, à plus petite échelle spatiale, par la nage et la reptation. Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des structures artificielles comme des filets, des cordages et des bouées utilisés en aquaculture. Une bonne tolérance environnementale, une croissance rapide et un taux de reproduction élevé, conjugués à une diète flexible, un caractère agressif et un fort commensalisme avec les activités humaines semblent faire de *C. mutica* un bon envahisseur. *C. mutica* aurait un impact négatif sur certaines activités aquacoles mais son effet sur les écosystèmes naturels demeure inconnu.

ABSTRACT

Turcotte, C. and B. Sainte-Marie. 2009. Biological synopsis of the japanese skeleton shrimp (*Caprella mutica*). Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. 2903 : vii + 28 p.

Caprella mutica is an amphipod crustacean that was first described in 1935 from the Siberian shores of the Japan Sea. In its indigenous habitat, *C. mutica* is mainly found in stands of eelgrass or macroalgae in the infralittoral zone where temperature varies from –1.8 °C in winter to 25 °C in summer and salinity from 11 to 35. *C. mutica* has a high reproductive potential: there are two generations per year, females mature at a small size, are relatively fecund and reproduce more than once, and "direct" development of progeny ensures a good survival rate. *C. mutica* was introduced to North America first on the Pacific side in the early 1970s and on the Atlantic side in the late 1990s, as well as in Europe during the mid 1990s. The sites where *C. mutica* was introduced in the northern hemisphere are at temperate, boreal and subarctic latitudes between 35 and 70 °N. Transoceanic introductions probably occurred by way of transport of aquaculture organisms and ballast waters. Secondary dispersal of the species along coasts may be due to commercial and recreational navigation, drifting on floatsam, and at a smaller spatial scale by swimming and creeping. In its new habitat in the northern hemisphere, *C. mutica* is found mainly or only on artificial structures such as nets, ropes and buoys that are used in aquaculture. Good environmental tolerance, rapid growth and a high reproductive rate, combined with a flexible diet, an aggressive nature and a high degree of commensalism with human activities, seem to contribute to make *C. mutica* a good invader. *C. mutica* apparently has a negative impact on some aquaculture activities but its effect on natural ecosystems remains unknown.

PRÉFACE

Le présent document fait souvent référence à des observations effectuées par les auteurs qui seront éventuellement publiées sous forme de rapports, articles et d'un mémoire de maîtrise. Ces observations découlent de travaux de terrain et de laboratoire, dont une partie a été effectuée avec la collaboration de M. Fréchette (MPO, Mont-Joli) et R. Tremblay (Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski). Ces travaux ont été réalisés avec l'aide de subventions de la Société de développement de l'industrie maricole (SODIM), ainsi que du Programme coopératif de recherche et développement en aquaculture (PCRDA) et du programme Espèces aquatiques envahissantes (EAE) du MPO.

1.0 INTRODUCTION

La caprelle *Caprella mutica* est un crustacé amphipode qui a été décrit pour la première fois par Schurin (1935) à partir de spécimens capturés sur les côtes sibériennes de la mer du Japon. Cette espèce a depuis été introduite dans les eaux bordant les côtes de l'Amérique du Nord, d'abord du côté du Pacifique (Carlton 1979, Cohen et Carlton 1995), puis plus tard du côté de l'Atlantique (Locke *et al.* 2007). On la retrouve également dans le nord-est de l'océan Atlantique en marge du continent européen (rapportée sous le nom de *C. macho* par Platvoet *et al.* 1995, voir Cook *et al.* 2007a) et, depuis quelques années, en Nouvelle-Zélande (Inglis *et al.* 2006). Les modes d'introduction transocéaniques ne peuvent être identifiés précisément mais le transport d'organismes pour l'aquaculture et les eaux de ballast demeurent jusqu'à ce jour les hypothèses les plus plausibles (Cohen et Carlton 1995).

Les sites d'introduction de *C. mutica* se retrouvent principalement aux latitudes tempérées comprises entre 35 et 70 °N (Ashton 2006, Ashton *et al.* 2007a, Cook *et al.* 2007a). Cette espèce est susceptible de « s'établir » partout, sauf au niveau de l'équateur et des pôles. Au Canada, *C. mutica* a été signalée pour la première fois à l'Île-du-Prince-Édouard en 1998 (Locke *et al.* 2007), dans la baie des Chaleurs au Québec en 2003 (B. Sainte-Marie, obs. pers.) et tout récemment sur les côtes de la Colombie-Britannique (Frey *et al.* 2009). Bien que *C. mutica* ait été introduite dans de nombreux pays de l'hémisphère nord, son impact sur les écosystèmes marins colonisés demeure pratiquement inconnu.

Une préoccupation importante face à l'introduction d'une espèce exotique dans un écosystème est son effet potentiel sur la structure de la chaîne alimentaire et sur les niveaux trophiques supérieurs (Grosholz 2002). Par exemple, *C. mutica* pourrait entraîner une diminution de la richesse et de l'abondance des espèces d'invertébrés indigènes sur les structures artificielles, qu'elle semble coloniser avec prédilection, et les remplacer dans la diète de prédateurs indigènes (Page *et al.* 2007). De plus, les mytiliculteurs de l'Écosse et du Québec (baie de Cascapédia) ont rapporté une diminution du captage et de la croissance du naissain de moules *Mytilus* spp. depuis l'apparition de *C. mutica* sur leurs installations (Ashton 2006, B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.).

Compte tenu des observations répétées et de l'apparente extension d'aire de *C. mutica* au Canada, cette espèce a été ciblée pour une évaluation du risque qu'elle pose aux écosystèmes marins canadiens. Pour préparer le terrain à cette évaluation, nous avons effectué une revue de la littérature sur *C. mutica* afin de mieux comprendre son écologie, sa dynamique de population, ses modes de propagation et son impact effectif ou potentiel sur les écosystèmes marins canadiens.

2.0 NOM ET CLASSIFICATION

La classification de *C. mutica* d'après le Système d'information taxonomique intégré (SITI 2009) est comme suit :

Règne :	*Animalia*
Embranchement :	*Arthropoda*
Sous-embr. :	*Crustacea*, Brünnich 1772
Classe :	*Malacostraca*, Latreille 1802
Sous-Classe :	*Eumalacostraca*, Grobben 1892
Super-ordre :	*Peracarida*, Calman 1904
Ordre :	*Amphipoda*, Latreille 1816
Sous-ordre :	*Caprellidea*, Leach 1814
Famille :	*Caprellidae*, Leach 1814
Genre :	*Caprella*, Lamarck 1801
Espèce :	*Caprella mutica* Schurin 1935

Nom commun français : nous n'avons trouvé aucun nom commun français, mais proposons l'appellation caprelle japonaise, une traduction du nom commun anglais.

Nom commun anglais : Japanese skeleton shrimp.

3.0 DESCRIPTION

3.1 TAXONOMIE DES CAPRELLIDÉS ET DU GENRE *Caprella*

Les caprelles sont des crustacés filiformes d'apparence squelettique, d'où le nom anglais générique de « skeleton shrimp ». Les caprelles vivent cramponnées à divers substrats à l'aide de leurs pattes (péréiopodes) arrière modifiées en crochets (Figure 1).

La taxonomie des caprellidés est des plus complexes, notamment en raison de la ressemblance des espèces et des changements ontogéniques de forme et de configuration du corps associés au développement et à la maturation (voir plus bas). McCain (1968) a divisé les caprelles en deux grands groupes selon la présence ou l'absence d'un processus molaire sur la mandibule. La famille Caprellidae appartient au premier groupe (avec processus molaire), tout comme les familles Caprogammaridae et Aeginellidae. La détermination du genre passe par cinq critères révisés par Arimoto (1976) :

1) nombre de segments du flagelle de l'antenne II (deuxième paire d'antennes, voir Figure 1),

2) emplacement et nombre de segments des péréiopodes (pattes présentes sur le thorax, appelé péréion, Figure 1). Note : les gnathopodes I et II (Figure 1) sont en fait des péréiopodes modifiés en pattes raviseuses,
3) nombre de branchies (Figure 1),
4) présence ou absence d'un palpe mandibulaire et son nombre de segments,
5) emplacement et nombre de segments des appendices abdominaux. Note : l'abdomen ou pléon est généralement très atrophié ou vestigial chez les caprelles.

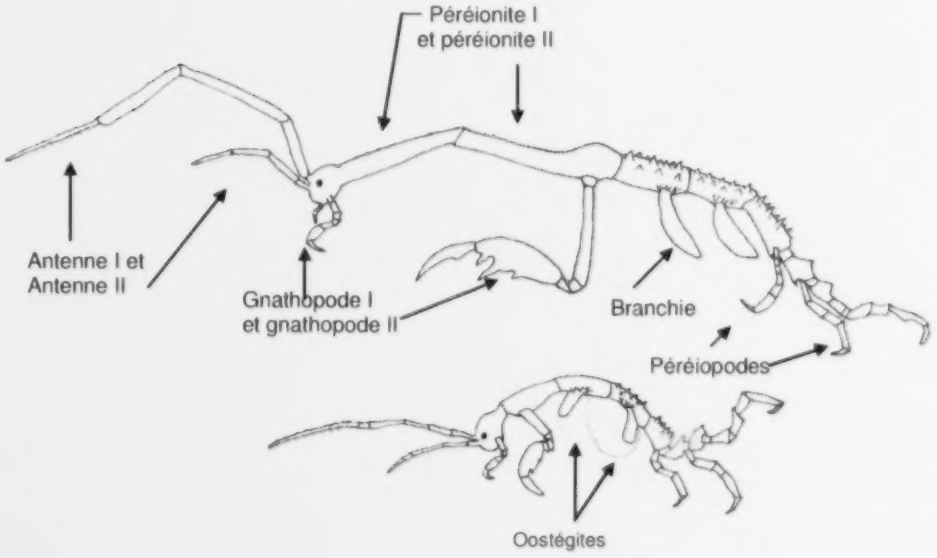

Figure 1. *Caprella mutica* mâle (haut) et femelle (bas). Tiré de Ashelby (2005) avec la permission de l'auteur.

Le genre *Caprella* est par la suite divisé en trois sous-genres selon la forme de la tête. Le sous-genre auquel appartient *C. mutica* est *Caprella sensu stricto*, dont les espèces présentent une tête sphérique ou ovale dépourvue d'épines ou tubercules (Arimoto 1976). L'identification à l'espèce passe elle aussi par de nombreux critères dont les principaux sont la longueur relative des péréionites (segments corporels formant le thorax, ou péréion), la présence et la distribution d'épines ou tubercules sur les péréionites, la longueur de l'antenne I, la présence de soies natatoires sur l'antenne II (appelée aussi antennule) et la présence et la taille des épines sur le bord palmaire du gnathopode II (Arimoto 1976, Laubitz 1972). La forme du deuxième gnathopode et la distribution des épines et tubercules sont particulièrement importantes pour l'identification des caprelles, mais peuvent aussi être très variables entre les sexes d'une même espèce, tout comme entre les mâles d'une même espèce selon leur taille, leur degré de maturation

ou leur localité d'origine (Arimoto 1976, Laubitz 1972, Riedlecker *et al.* 2009). Ces facteurs font en sorte que l'identification des caprelles, et surtout des jeunes spécimens, s'avère difficile.

L'espèce *C. mutica* a été décrite pour la première fois par Schurin (1935) à partir de spécimens juvéniles récoltés sur la côte sibérienne de la mer du Japon. Le mâle de *C. mutica* possède un exosquelette avec de nombreux tubercules ou épines sur les péréionites III à VII, la tête et les péréionites I et II étant dépourvus de protubérances (Figure 1). La femelle est également pourvue de tubercules ou épines sur les péréionites III à VII mais elle peut aussi avoir de petites projections ou aspérités sur la tête et les péréionites I et II (Takeuchi 1995, Figure 2). Tel que rapporté plus haut, les caprelles subissent d'importants changements de forme au cours de leur développement et il n'est donc pas rare que les jeunes et les adultes d'une même espèce soient attribués à deux espèces différentes (Arimoto 1976). La publication de Platvoet *et al.* (1995) représente un bon exemple : ces auteurs pensaient avoir découvert une nouvelle espèce de caprelle, qu'ils ont nommée *Caprella macho*, mais en fait ils étaient en présence d'un mâle adulte de *C. mutica* doté d'une pilosité très dense ; caractère ultime de maturité présent seulement chez les très grands mâles. L'identité commune des spécimens de *C. mutica* et de *C. macho* et la synonymie des deux noms a depuis été reconnue (Krapp-Schickel et Takeuchi 2005). À notre avis, les figures de *C. mutica* présentées par Takeuchi (1995), Platvoet *et al.* (1995), Hosono et Munehara (2001) et Vassilenko (2006) sont parmi les meilleures représentations de la forme adulte de l'espèce, quoiqu'elles diffèrent notablement dans l'ampleur de l'épine médiane sur le bord palmaire du gnathopode II du mâle et dans la présence ou l'absence de protubérances sur les péréionites I et II de la femelle. Ces deux traits sont d'ailleurs très variables.

3.2 Changements de forme liés à la maturation sexuelle chez *C. mutica*

Chez les caprelles en général, les sexes sont difficilement ou pas du tout différenciables par examen externe lors de la phase juvénile, mais les différences entre les sexes s'accentuent avec la croissance. Deux critères externes principaux sont utilisés pour déterminer le sexe des individus de *C. mutica*. Le premier critère est la position et l'angle d'insertion du deuxième gnathopode sur le deuxième segment du péréion (Figure 1). Chez le mâle, le deuxième gnathopode est inséré dans la partie postérieure du deuxième péréionite et il forme, à son point d'insertion, un angle d'environ 90 degrés par rapport à l'axe long du péréionite. Chez la femelle, le deuxième gnathopode est inséré dans la partie antérieure du deuxième péréionite avec lequel il forme plutôt un angle d'environ 45 degrés. Le deuxième critère pour déterminer le sexe est la présence chez les femelles d'oostégites sur le troisième et quatrième péréionite ou leur absence chez les mâles. Les oostégites pleinement développés forment une poche dans laquelle les œufs sont pondus et incubés et où la progéniture de la femelle est protégée après l'éclosion. La détermination du sexe est d'autant plus difficile que la caprelle est petite, car les oostégites apparaissent d'abord comme de minuscules bourgeons très difficilement détectables et la différence entre les sexes dans le point et l'angle d'insertion du gnathopode II est peu perceptible.

Chez les femelles, la maturité sexuelle est facilement révélée par la présence d'oostégites pleinement développés (Figure 2) et d'œufs ou de juvéniles dans la poche incubatrice formée par

les oostégites. Les oostégites des femelles vivantes de *C. mutica* sont marquées de taches circulaires rouges très évidentes, mais un séjour prolongé dans le formol ou l'éthanol les fait disparaître.

Chez les mâles, le processus graduel de maturation sexuelle se reflète dans le changement de plusieurs caractères sexuels secondaires : l'allongement du premier et du deuxième péréionite, l'apparition, suivie de l'accentuation, des encoches et des épines sur le bord palmaire du deuxième gnathopode et un agrandissement démesuré du deuxième gnathopode. Il est également possible d'observer le développement d'une pilosité importante sur les gnathopodes ainsi que sur le premier et le deuxième péréionite (Platvoet *et al.* 1995). Cependant, dans la baie de Cascapédia (est du Québec), la pilosité est assez rarement observée, seulement chez les plus grands mâles, et surtout dans les échantillons récoltés à l'automne (C. Turcotte, obs. pers.). Les mâles ne peuvent, dans l'état actuel de nos connaissances, être séparés en catégories immature et mature sur la base de critères morphologiques ou morphométriques externes.

Figure 2. Photo représentant une femelle mature de *Caprella mutica* d'environ 9 mm de longueur totale à l'exclusion des antennes. La poche marsupiale sous la femelle est formée par les oostégites (auteur : Thierry Gosselin).

Au terme du développement et de la maturation sexuelle, les deux sexes de *C. mutica* sont caractérisés par un dimorphisme de forme et de taille très marqués. Les mâles sont élancés et jusqu'à trois fois plus longs que les femelles.

3.3. LES ESPÈCES SEMBLABLES À *C. MUTICA*

Le Canada compte plusieurs espèces de caprelles. Il y aurait au moins 23 espèces indigènes dont 16 du genre *Caprella* dans les eaux côtières canadiennes de l'océan Pacifique, contre 25 espèces dont 15 du genre *Caprella* le long des côtes canadiennes des océans Atlantique et Arctique (Laubitz 1970, 1972). Une seule espèce indigène est commune aux trois océans et il s'agit de *C. equilibra*.

Quelques espèces du genre *Caprella* présentes en Amérique du Nord peuvent être confondues avec *C. mutica*. Du côté Pacifique, *C. laeviuscula* est l'espèce la plus répandue (Laubitz 1970) et elle possède une morphologie générale se rapprochant de celle de *C. mutica*. *C. laeviuscula* se distingue principalement de *C. mutica* par l'absence d'épines et de tubercules sur le corps et la taille énorme (chez le mâle adulte) de l'épine médiane sur le gnathopode II. *C. acanthogaster* est une espèce indigène des côtes asiatiques du Pacifique, que l'on retrouverait maintenant aussi sur la côte ouest américaine (Hines et Ruiz 2000), et qui ressemble encore plus à *C. mutica* (Buschbaum et Gutow 2005). Il semble que les deux espèces soient fréquemment confondues, même par des taxonomistes, en partie parce que les représentations graphiques originales de Schurin (1935) sont mauvaises (à cet effet, voir les remarques dans : Marelli 1981, Vassilenko 2006). Lorsqu'elle fut découverte en Californie par Martin (1977), *C. mutica* a d'abord été identifiée comme une sous-espèce de *C. acanthogaster*, *C. a. humboldtiensis* (voir l'analyse de Marelli 1981). Cependant, des différences dans la forme du bord palmaire du gnathopode II, dans la localisation, la disposition et la densité des tubercules ou épines sur le péréion permettent de séparer les spécimens adultes de *C. mutica* et *C. acanthogaster* (Arimoto 1976, Marelli 1981, Vassilenko 2006). De plus, les mâles de *C. acanthogaster* peuvent avoir une petite protubérance sur la tête et n'ont généralement aucune pilosité sur l'avant-corps (Arimoto 1976, Marelli 1981, Platvoet *et al.* 1995).

Sur la côte Atlantique de l'Amérique du Nord, *C. linearis* (voir Laubitz 1972) est probablement l'espèce qui s'approche le plus en apparence de *C. mutica*. Les deux espèces partagent plusieurs caractéristiques générales dont des encoches et des épines assez semblables sur le bord palmaire du gnathopode II chez les mâles. Cependant, l'épine médiane sur le gnathopode II des mâles est plus petite chez *C. linearis* que chez *C. mutica* et les péréionites III et IV des mâles et des femelles de *C. linearis* sont généralement dépourvus de tubercules et d'épines ou la densité et la taille de ces structures sont nettement moindres. De plus, la taille maximale des mâles de *C. linearis* serait d'environ 22 mm de longueur totale (Laubitz 1972), ce qui est de beaucoup inférieur à *C. mutica* dont les mâles matures peuvent approcher ou dépasser 50 mm de longueur totale (Takeuchi 1995, Ashton 2006). Il est à noter que la longueur totale des caprelles est mesurée de l'extrémité antérieure de la tête jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen.

4.0 RÉPARTITION ET DISPERSION

4.1 Aire de répartition indigène et tolérances physiologiques

C. mutica est naturellement distribuée dans les eaux côtières des régions sous-boréales du nord-est du continent asiatique (Arimoto 1976, Fedotov 1992, Vassilenko 2006). Dans son milieu d'origine, les températures annuelles enregistrées entre 1996 et 1998 variaient entre –1,8 °C l'hiver et 25 °C l'été (15–25 °C pour juillet–août) et la salinité variait de 11 à 35 à l'intérieur de l'année (Schevchenko *et al.* 2004). La survie de *C. mutica* à des températures aussi basses que –1,8 °C est également supportée par la persistance de l'espèce dans la baie des Chaleurs (Gaspésie, Québec) au cours de l'hiver, alors que la baie est couverte par les glaces et que l'eau y est tout aussi ou même plus froide (B. Sainte-Marie, obs. pers.)

La température et la salinité sont les principaux facteurs limitant la distribution spatiale des caprelles (McCain 1968, Laubitz 1970). *C. mutica* ne fait pas exception, tel que démontré par une série d'expériences effectuées par Ashton *et al.* (2007b) établissant la température et la salinité létales ou invalidantes pour les adultes de *C. mutica* récoltés sur les structures d'élevage piscicole à Dunstaffnage en Écosse. Les résultats obtenus indiquent une forte augmentation de la mortalité après une exposition de 48 h à des températures supérieures à 26 °C, avec 100 % de mortalité à 30 °C. Les caprelles étaient dans un état léthargique à 2 °C, ce qui laisse à penser que la croissance, la reproduction et l'évitement des prédateurs étaient compromis. Une exposition de 48 h à une eau à salinité de 18 induisait un état léthargique alors qu'à une salinité inférieure à 15 toutes les caprelles mourraient. La tolérance de *C. mutica* à une gamme étendue de températures et de salinités en fait une candidate idéale pour l'introduction et la survie aux latitudes tempérées à subarctiques, où seuls les milieux saumâtres (par exemple, les têtes d'estuaires) lui seraient inhospitaliers (Ashton 2006, Ashton *et al.* 2007b).

D'autres facteurs, abiotiques et biotiques, peuvent être déterminants pour la répartition et la survie des espèces du genre *Caprella*. Ce sont : le degré d'exposition aux vagues (Takeuchi *et al.* 1987, Guerra-Garcia 2001, Vassilenko 2006), les propriétés du substrat (Caine 1978), la compétition interspécifique (Caine 1980) et la prédation (Guerra-Garcia 2001). L'importance de ces facteurs pour *C. mutica* devrait faire l'objet d'études spécifiques.

4.2 Aire de répartition exotique

Au cours des quatre dernières décennies, *C. mutica* a été trouvée sur trois continents (Tableau 1, Figure 3) en sus de son continent d'origine. La liste fournie dans le Tableau 1 n'est pas exhaustive; nous visons seulement à baliser quelques événements saillants dans l'introduction et l'expansion d'aire de *C. mutica* et à signaler l'étendue de sa distribution connue au Canada. Des chronologies plus détaillées jusqu'en 2006 peuvent être trouvées ailleurs (Ashton 2006, Ashton *et al.* 2007a, Cook *et al.* 2007a).

À partir de son aire de distribution d'origine, *C. mutica* semble d'abord avoir colonisé la côte ouest du continent nord-américain, puisqu'elle a été découverte dans les années 1970 en Californie et dans Puget Sound, dans le nord de l'état de Washington près de la frontière avec le Canada (Carlton 1979, Marelli 1981). L'espèce a ensuite été trouvée en Europe, d'abord aux Pays-Bas en 1994 (rapportée sous le nom de *C. macho* par Platvoet *et al.* 1995), puis sur la côte ouest de l'Écosse en association avec des opérations d'aquaculture en 2000 (Willis *et al.* 2004). Entretemps, *C. mutica* avait commencé à s'étendre sur la côte ouest du Canada (Frey *et al.* 2009) et sur la côte est de l'Amérique du Nord, où on signalait sa présence à l'île du Prince-Édouard dès 1998 (Locke *et al.* 2007). *C. mutica* semble s'être propagée grandement sur les côtes ouest et est de l'Amérique du Nord autour des années 2000–2003, sa présence étant signalée en Alaska (Ashton *et al.* 2008a), au Québec, au Maine, au Massachusetts, au Rhode Island et au Connecticut (Pederson *et al.* 2003; Tableau 1). Une seule introduction dans l'hémisphère sud a été rapportée jusqu'à présent, pour la Nouvelle-Zélande en 2002 (Inglis *et al.* 2006). Cette introduction récente laisse à penser que *C. mutica* pourrait maintenant s'étendre aux mêmes latitudes en Amérique du Sud et possiblement dans le sud de l'Afrique, là où l'eau n'est pas trop chaude.

L'historique de l'introduction et de l'extension de *C. mutica* au Canada est bref et assez peu documenté (Tableau 1). Sur la côte est du Canada, *C. mutica* fut observée pour la première fois en 1998 à l'île du Prince-Édouard (Locke *et al.* 2007). Elle s'est étendue de 1998 à 2003 du côté est de l'île du Prince-Édouard, dans un réseau d'estuaires et de petites baies dans lesquels l'aquaculture de moules est pratiquée (Locke *et al.* 2007), mais ne semble pas avoir colonisé les côtes plus exposées du côté nord de l'île. L'espèce a été retrouvée au Québec d'abord en 2003 dans la baie de Cascapédia au voisinage de Carleton en Gaspésie (B. Sainte-Marie, obs. pers.) et l'année suivante aux Îles-de-la-Madeleine (F. Bourque, MAPAQ, Cap-aux-Meules, comm. pers.). Les populations de *C. mutica* au Québec sont bien établies et survivent aux rigueurs de l'hiver. En 2005, *C. mutica* a été retrouvée sur des bouées de navigation au large de Caribou au Nouveau-Brunswick (P. Archambault, Institut des sciences de la mer, Rimouski, comm. pers.). En 2008, au Québec, l'espèce a été observée pour la première fois à Pasbébiac, Newport et Chandler et un spécimen unique a été retrouvé dans la baie de Gaspé (N. Simard, MPO, Mont-Joli, comm. pers.). Sur la côte ouest du Canada, des spécimens de musée ont permis d'établir que *C. mutica* était présente à l'Île de Vancouver dès 1995 (Frey *et al.* 2009). On ne peut cependant écarter la possibilité que l'espèce y soit apparue bien avant, puisqu'elle était présente dans Puget Sound, juste au sud de la frontière canadienne, dès les années 1970 (Carlton 1979). Frey *et al.* (2009) ont documenté la présence de *C. mutica* tout le long de la côte de la Colombie Britannique, à partir de l'état du Washington au sud jusqu'à l'état d'Alaska au nord, y compris aux Îles de la Reine-Charlotte.

L'établissement et l'expansion en quelques décennies de *C. mutica* autour de l'hémisphère nord témoigne sans aucun doute d'introductions répétées et de capacités d'adaptation et de taux de survie élevés (voir plus bas). Les différentes régions des continents de l'hémisphère nord où *C. mutica* a été introduite et s'est établie pourraient être des sites donneurs-receveurs compatibles, par leurs caractéristiques abiotiques et biotiques, pour d'autres espèces marines envahissantes (Ashton 2006).

Tableau 1. Années et localités dans le monde où l'on a retrouvé *Caprella mutica* pour la première fois.

Année	Pays	Localité	Source
1935	Russie	Baie de Pierre le Grand, Mer du Japon (indigène)	Schurin 1935 Première description de l'espèce
1973	États-Unis	Californie	Cohen et Carlton 1995
1983	États-Unis	Orégon	Cohen et Carlton 1995
1994	Pays-Bas	Burghsluis	Platvoet *et al.* 1995
1995	Canada	Île de Vancouver	Frey *et al.* 2009
1998	Canada	Brudenell, Île-du-Prince-Édouard	Locke *et al.* 2007
2000	Écosse	Lynne of Lorne	Willis *et al.* 2004
2000	Allemagne	Îles Sylt et Helgoland, Mer du Nord	Buschbaum et Gutow 2005
2000–03	États-Unis	Alaska sud-est aux îles Aléoutiennes	Ashton *et al.* 2008a
2002	Nouvelle-Zélande	Timaru	Inglis *et al.* 2006
2003	Irlande	Baie de Bertraghbouy	Tierney *et al.* 2004
2003	États-Unis	Du Connecticut au Maine	Pederson *et al.* 2003
2003	Canada	Baie de Passamaquoddy, frontière Nouveau-Brunswick – Maine	S. Robinson, cité par Ashton *et al.* 2007a
2003	Canada	Baie de Cascapédia, Québec	B. Sainte-Marie, obs. pers.
2004	Canada	Îles-de-la-Madeleine, Québec	F. Bourque, MAPAQ, Cap-aux-Meules, comm. pers.
2005	Canada	Détroit de Northumberland, Caribou, Nouveau-Brunswick	P. Archambault, Institut sciences de la mer, Rimouski, comm. pers.

4.3 Voies d'introduction et modes de dispersion à grande et petite échelles

Les mécanismes de propagation transocéaniques (échelle spatiale de milliers de kilomètres) de *C. mutica* demeurent incertains, mais on soupçonne des transferts d'huîtres japonaises (*Crassostrea gigas*) et le transport par des eaux de ballast ou, dans une moindre mesure, sur la coque des navires (Cohen et Carlton 1995, Ashton *et al.* 2007a, Cook *et al.* 2007a). La survie de caprelles dans des eaux de ballast a été démontrée (Carlton 1985, voir aussi Cook *et al.* 2007b).

Toutes les introductions de *C. mutica* documentées ont eu lieu dans des zones d'activité humaine : marinas, ports ou sites d'aquaculture (Ashton 2006, Ashton *et al.* 2007a). Ces derniers auteurs affirment que 59 % des introductions ont été détectées dans un rayon de 10 km d'un port international, ce qui renforce l'hypothèse de l'introduction via le transport maritime.

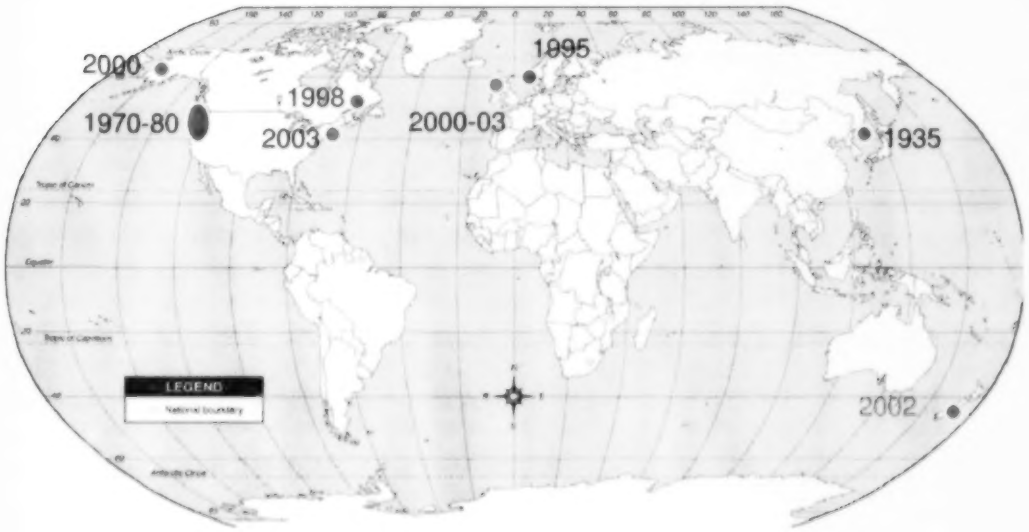

Figure 3. Carte présentant la localité d'origine de *Caprella mutica*, où l'espèce a été décrite pour la première fois en 1935, et les années et les lieux des premières introductions de *Caprella mutica* sur d'autres continents des hémisphères nord et sud.

Sans exclure les autres possibilités, l'hypothèse du transfert d'huîtres japonaises, par voie de navigation marine ou aérienne, nous semble particulièrement crédible pour expliquer l'introduction de *C. mutica* sur la côte ouest américaine. Dans son milieu naturel, on retrouve *C. mutica* en association avec l'algue brune *Sargassum muticum* (Sano *et al.* 2003). Cette algue peut se fixer sur la coquille des huîtres *C. gigas* et a également été utilisée pour l'empaquetage du naissain d'huîtres lors des exportations (Druehl 1973, Critchley *et al.* 1983, Rueness 1989). *S. muticum* a colonisé quelque 4000 kilomètres de la côte Pacifique de l'Amérique du Nord en l'espace de 30 ans (Setzer et Link 1971; Critchley 1983). En Europe, depuis la première découverte de *S. muticum* en Angleterre en 1973, cette algue a été retrouvée en Méditerranée et

en Mer du Nord, sur les côtes du Portugal, de l'Espagne, de la France, de l'Allemagne, du Danemark, de la Suède, de la Norvège, de la Belgique et des Pays-Bas (Critchley *et al.* 1983, Rueness 1989). Il est possible que *C. mutica* fut introduite sur la côte ouest de l'Amérique du Nord et en Europe au même moment que *S. muticum*, mais que la détection de la caprelle ait tardé étant donné la difficulté de l'identifier. Cependant, Cook *et al.* (2007a) sont d'avis que c'est la navigation commerciale (eaux de ballast ou coques) qui est responsable de l'introduction de *C. mutica* en Europe. Il est à noter que *S. muticum* n'a pas encore été retrouvée sur la côte est de l'Amérique du Nord, ce qui semble suggérer que là aussi la navigation commerciale est le vecteur d'introduction le plus plausible.

Les modes de dispersion à moyenne échelle spatiale (quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres), qui permettent la propagation secondaire d'une espèce le long d'une côte après son introduction première, sont aussi difficiles à déterminer. Cependant, la présence de *C. mutica* sur des bouées temporaires au large des côtes de l'est du Canada suggère que ces modes secondaires de dispersion sont efficaces (C. McKindsey, MPO, Mont-Joli, comm. pers.). Ces modes secondaires incluent bien sûr les modes de transport transocéaniques cités plus haut : transferts d'organismes pour l'aquaculture, eaux de ballast et coques de navires. La coque des navires commerciaux ou de plaisance, si les caprelles s'y accrochent directement ou à d'autres organismes déjà fixés, constitue un vecteur anthropique potentiellement important pour le transport local et la propagation secondaire de *C. mutica* (Ashton *et al.* 2006, Lewis *et al.* 2006, Vassilenko 2006, Frey *et al.* 2009). La fixation aux navires pourrait permettre à *C. mutica* de se déplacer dans le sens contraire au courant et donc de coloniser des environnements en amont qui sont autrement inaccessibles par des moyens naturels. Le vecteur humain demeure vraisemblablement le plus important facteur de propagation et de répartition exotique de *C. mutica* (Ashton 2006, Cook *et al.* 2007a).

Les caprelles ont aussi des capacités naturelles de déplacement qui peuvent contribuer à leur propagation secondaire. Toutes les espèces de caprelles vivent fixées à un substrat et n'ont pas de phase larvaire planctonique, de sorte qu'elles sembleraient de prime abord peu capables de se disperser. Cependant, Caine (1980) conclut que *C. laeviuscula* peut se disperser naturellement de façon active par reptation ou natation et de façon passive par dérive sur des algues flottantes.

La reptation et la natation ne sont probablement pas des modes efficaces de dispersion naturelle pour les caprelles à moyenne échelle spatiale. La reptation est un mode de déplacement relativement lent qui impose des limites spatiales très courtes et des risques de prédation importants. La capacité de nage des caprelles a été peu étudiée, mais celles-ci n'ont ni la forme effilée ni les appendices natatoires (les pléopodes) bien développés qui caractérisent les puissants nageurs amphipodes appartenant au sous-ordre Gammaridea qui sont capables de déplacements autonomes sur plusieurs kilomètres (Sainte-Marie et Brunel 1985, Sainte-Marie 1986). Caine (1978) indique qu'une nage puissante ou directionnelle sur une distance de plus de 15 cm n'a jamais été observée chez les caprelles. Ashton (2006) rapporte de façon anecdotique que les individus de *C. mutica*, lorsque dérangés au laboratoire, nagent sur une courte distance puis déploient leurs péréiopodes et coulent lentement vers le fond. Nos propres observations au laboratoire et *in situ* montrent que la nage de *C. mutica* est relativement inefficace, s'apparentant

plus à une reptation en pleine eau, mais suggèrent aussi que des déplacements obliques descendants sont possibles dans le sens du courant sur des distances de plusieurs mètres à plusieurs dizaines de mètres (ou peut-être même plus) selon la profondeur et la vitesse du courant, mais pas à contre-courant. Ashton (2006) a montré que des collecteurs disposés à 6 m de profondeur étaient colonisés en l'espace de huit semaines jusqu'à 1 km d'une population établie de *C. mutica*. Le mode de dispersion n'a pas été établi, mais l'auteure n'excluait pas la nage (« free-swimming dispersal »), ce qui nous semble peu probable.

Il est plus vraisemblable que le principal mode de dispersion naturelle des caprelles à moyenne échelle spatiale soit passif et qu'il se fasse par dérive sur des objets flottants d'origine naturelle, comme des macro-algues et des troncs d'arbres, ou des déchets flottants d'origine anthropique (Ashton 2006; Cook *et al.* 2007a, Astudillo *et al.* 2009). Ces vecteurs de transport ont l'avantage d'offrir un habitat structurellement complexe protégeant les caprelles de la dessiccation et de la prédation et leur permettant de poursuivre leurs activités habituelles y compris la reproduction (Highsmith 1985, Thiel et Gutow 2005a, 2005b). Sano *et al.* (2003) ont observé des individus de *C. mutica* dans des communautés d'algues à la dérive dans l'habitat naturel de l'espèce au Japon. *C. mutica* a de plus été observée sur des colonies de *S. muticum* flottant à la surface près de l'île Helgoland en Allemagne et la dérive de ces algues est considérée comme le mécanisme d'introduction et de propagation de *C. mutica* à cet endroit (Buschbaum et Gutow 2005). En Écosse, 29,6 % (7/26) des échantillons d'algues à la dérive récupérés dans un rayon de 25 m d'un navire sur un trajet de 40 km contenaient *C. mutica* dans une densité atteignant jusqu'à 71 individus par échantillon (Ashton 2006). L'hypothèse du transport passif de *C. mutica* par des algues ou des débris à la dérive pourrait expliquer la propagation rapide de l'espèce sur la côte ouest de l'Amérique du Nord et en Europe (e.g. Cook *et al.* 2007a).

Ashton *et al.* (2008b) ont tenté de retracer les différentes routes d'introduction de *C. mutica* en Amérique du Nord et en Europe en utilisant l'ADN mitochondrial. Ils ont ainsi découvert une forte diversité génétique dans le milieu naturel d'origine (mer du Japon) comparée à celle observée dans les milieux d'adoption. Ils ont de plus découvert que les introductions en Amérique du Nord avaient eu lieu par une voie différente du côté Atlantique que du côté Pacifique. Deux haplotypes dominants différents ont été observés des côtés est et ouest de l'Atlantique, ce qui indiquerait la présence de nombreuses voies de propagation dans cet océan (Ashton *et al.* 2008b). Les caprelles introduites n'ont pu être associées à une population source de la mer du Japon et, selon les auteurs, un meilleur échantillonnage intra- et inter-populations dans l'aire d'origine serait nécessaire, vu l'importante diversité génétique de l'espèce.

5.0 ÉCOLOGIE

5.1 HABITAT

On connaît peu l'écologie de *C. mutica*. De façon générale, les caprelles sont associées aux habitats littoraux et infralittoraux, bien que certaines espèces aient une distribution

bathymétrique étendue ou soient exclusivement bathyales (e.g. Laubitz 1970). Les caprelles sont particulièrement bien représentées au sein des communautés épibenthiques de salissures marines (Thiel *et al.* 2003), colonisant des structures filamenteuses ou arborescentes tels les algues, les hydrozoaires et les bryozoaires (e.g. McCain 1968, Caine 1998). En mer du Japon, *C. mutica* est présente naturellement dans l'infralittoral (0,7–13 m de profondeur) dans des halliers de zostères marines ou d'algues (Fedotov 1992) et sur les macroalgues dérivantes (Sano *et al.* 2003). L'hydrodynamisme joue un rôle important dans le succès d'établissement de cette espèce que l'on retrouve surtout dans des baies protégées des vagues dans la mer du Japon (Vassilenko 2006).

Dans ses eaux d'adoption de l'hémisphère nord, *C. mutica* est principalement ou uniquement retrouvée sur des structures artificielles comme des filets, cordages et cages utilisés en aquaculture, des pontons de marinas et de ports, des plateformes de forage pétrolier et des bouées de navigation (Willis *et al.* 2004; Buschbaum et Gutow 2005, Page *et al.* 2006, Ashton *et al.* 2007a, Cook *et al.* 2007a; Frey *et al.* 2009). *C. mutica* représentait plus de 50 % des amphipodes présents sur des plateformes pétrolières au large de la Californie tandis qu'elle était pratiquement absente sur des récifs naturels avoisinants (Page *et al.* 2007). En Europe, il semblerait que *C. mutica* ait été observée en abondance seulement sur des structures artificielles et en association avec d'autres espèces envahissantes (Willis *et al.* 2004, Ashton 2006, Buschbaum et Gutow 2005, Cook *et al.* 2007a). De même, dans l'est du Canada, *C. mutica* n'a été trouvée jusqu'à présent qu'en association avec des structures artificielles. Buschbaum et Gutow (2005) avancent l'hypothèse que cette association étroite avec des substrats artificiels pourrait s'expliquer par le fait que ces substrats constituent un habitat transitoire où *C. mutica* s'acclimaterait quelques années avant de se propager dans les habitats naturels de son nouvel environnement.

5.2 Diète des caprelles

La morphologie des caprelles pourrait renseigner sur leur diète. D'après certains auteurs, les trois caractères qui seraient déterminants ou révélateurs du régime alimentaire prédominant d'une espèce sont : la présence ou non d'un processus molaire sur la mandibule, d'un palpe mandibulaire et de soies natatoires sur l'antenne II (McCain 1968, Caine 1974, 1977). Cependant, Guerra-García et De Figueroa (2009) n'ont pas trouvé une bonne adéquation entre la présence de ces caractères morphologiques et la diète de 26 espèces de *Caprella* déterminée par analyse des contenus stomacaux. La position de la caprelle par rapport au substrat, soit accolée ou dressée (Takeuchi et Hirano 1995), et la portée maximale de ses antennes au-dessus du substrat, qui est fonction de la taille de la caprelle et de la longueur relative de ses antennes (Caine 1977), seraient aussi des facteurs importants dans la diète.

Les caprelles du genre *Caprella* peuvent avoir une diète diversifiée et sont considérées comme des consommateurs opportunistes (e.g. Saunders 1966, Keith 1969) ou principalement détritivores (Guerra-García et De Figueroa 2009). Saunders (1966) a montré que les espèces du genre *Caprella* de la côte ouest américaine consommaient des algues diatomées, des crustacés et des détritus. McCain (1968) puis Caine (1977) ont reconnu chez les espèces du genre *Caprella*

quatre modes alimentaires possibles : brouteur (« browser »), filtreur (« filter-feeder »), racleur (« scraper ») et détritivore-nécrophage (« scavenger »). Cependant, il semble qu'au moins une espèce de *Caprella* puisse occasionnellement être prédatrice sur des nématodes, des vers polychètes, des copépodes harpacticoïdes, des ostracodes et des amphipodes gammaridiens (McCain 1968). S'appuyant sur des communications personnelles décrivant une association entre *Caprella* spp. et des tuniciers sur des filières d'élevage de moules à l'Île du Prince-Édouard, Paetzold *et al.* (2008) suggèrent la possibilité d'une prédation sur les larves de tuniciers (note : compte tenu de la localité où cette étude a été réalisée, il est possible que les caprelles dont il est question appartiennent à l'espèce *C. mutica*). De plus, une même espèce de caprelle pourrait adopter différents modes alimentaires selon les circonstances (McCain 1968, Caine 1977). Enfin, il est à noter que la fréquente association entre certaines espèces de caprelles et des hydrozoaires a mené à l'hypothèse d'une relation de commensalisme ou de cleptocommensalisme, les caprelles se nourrissant à même les particules ou organismes captés par les hydrozoaires (e.g. Krapp-Schickel 1993, Bavestrello *et al.* 1996, Camillo *et al.* 2008; mais voir plus bas la possibilité que les hydrozoaires soient aussi prédateurs de caprelles), ou même de mutualisme par lequel les hydrozoaires bénéficient d'une certaine protection offerte par les caprelles contre les nudibranches (Caine 1998).

Les travaux spécifiques sur l'alimentation de *C. mutica* sont peu nombreux. *C. mutica* est caractérisée par la présence d'un processus molaire, l'absence d'un palpe mandibulaire et la présence de soies natatoires sur la deuxième paire d'antennes, des caractéristiques qui la qualifieraient pour un mode alimentaire filtreur-racleur selon la classification de Caine (1977). De plus, *C. mutica* possède divers atouts d'une espèce filtreuse, soit une grande taille, des antennes relativement longues et l'adoption d'une position dressée au-dessus du substrat (voir Caine 1977, Takeuchi et Hirano 1995, B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Une étude morphologique, cinématique et biomécanique a montré que la portée verticale des antennes, la disposition des soies natatoires, ainsi que le comportement et la vitesse de balancement des antennes de *C. mutica* permettaient en théorie la filtration de particules en suspension, quoique plus facilement chez les adultes que chez les juvéniles (Michel *et al.* 2007, Nauwelaerts *et al.* 2007; S. Nauwelaerts, Mary Anne McPhail Equine Performance Center, Lansing, Michigan, comm. pers.). On peut donc supposer l'existence de différences alimentaires entre juvéniles et adultes et, étant donné le fort dimorphisme sexuel de taille qui caractérise *C. mutica*, entre femelles et mâles adultes.

L'étude des contenus stomacaux de *C. mutica* et des expériences de laboratoire suggèrent en fait que l'espèce peut adopter plusieurs modes alimentaires selon les circonstances. Sano *et al.* (2003) ont conclu que *C. mutica* dans son habitat naturel était omnivore et qu'elle s'alimentait principalement d'organismes associés à son substrat d'appartenance, soit des petits crustacés épibenthiques et du périphyton comme les diatomées pennales. Guerra-García et De Figueroa (2009) ont trouvé que 98,4 % de la surface stomacale de 13 spécimens de *C. mutica* était occupée par des détritus, contre seulement 1,6 % par des restes de copépodes provenant surtout ou uniquement de formes harpacticoïdes. L'analyse de contenus stomacaux de spécimens de *C. mutica* échantillonnés sur les filières d'élevage de moules dans la baie des Chaleurs en Gaspésie a révélé seulement des restes de petits crustacés et d'algues diatomées centrales (planctoniques)

et pennales (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Au laboratoire, Cook *et al.* (2007b) n'ont décelé aucune différence significative de survie après 18 jours entre des groupes de *C. mutica* nourris uniquement avec la macroalgue *Fucus vesiculosus*, la diatomée centrale *Cylindrotheca fusiformis* ou la moulée pour saumon, quoique la survie était moindre avec la moulée possiblement en raison de son contenu organique trop élevé ou d'une contamination bactérienne. Une deuxième expérience a montré après 20 jours une survie statistiquement équivalente, de 43 à 57 %, entre des groupes de *C. mutica* nourris avec *F. vesiculosus* ou *C. fusiformis* et un groupe sans nourriture ajoutée. On peut se demander si la nécrophagie cannibale que Cook *et al.* (2007b) ont observée, ou la prédation cannibale, n'ont pas joué un rôle déterminant dans cette longévité en l'absence de nourriture. En effet, des expériences faites au Centre Aquacole Marin de Grande-Rivière (CAMGR) au Québec ont aussi permis d'observer des individus de *C. mutica* se nourrissant de congénères morts, ainsi que le caractère agressif de cette espèce à l'égard de congénères vivants (C. Turcotte, obs. pers.). Par ailleurs, Nakajima et Takeuchi (2008) ont installé dans un aquarium public une population de *C. mutica* qui se maintient et se renouvelle depuis cinq années sur une diète composée uniquement de la diatomée *Phaeodactylum tricornutum* et d'artémies (*Artemia salina*) récemment écloses. Il est donc vraisemblable que *C. mutica* soit tout aussi ou même plus flexible que les autres espèces de *Caprella* dans ses habitudes alimentaires, adoptant selon les conditions un mode filtreur, brouteur, nécrophage-détritivore et peut-être même racleur et prédateur, ce qui lui conférerait une grande adaptabilité.

5.3 Prédateurs naturels

Les prédateurs naturels connus des caprelles sont principalement des poissons (e.g. Caine 1989, 1991a, Page *et al.* 2007, O'Gorman *et al.* 2008), ainsi que, dans une moindre mesure, des invertébrés comme les crabes (Dubiaski-Silva et Masunari 2008), les nudibranches (Caine 1980), les étoiles de mer (Lauerman 1998) et possiblement des hydrozoaires (Genzano 2005). Les caprelles peuvent constituer un important maillon trophique entre les algues unicellulaires et certains poissons prédateurs (Caine 1989, Holbrook et Schmitt 1992, O'Gorman *et al.* 2008). D'ailleurs, on a récemment proposé que les caprelles puissent servir à l'alimentation des poissons marins en élevage aquacole (Woods 2009).

Les poissons sont des prédateurs visuels des caprelles qui sélectionnent leurs proies selon leur comportement (e.g. mouvement et degré d'exposition) et leur taille (Caine 1989). Le passage du poisson migrateur *Cymatogaster aggregata* a été corrélé avec une forte diminution des populations de *Caprella laeviuscula* dans la baie Padilla de l'état de Washington, sur la côte ouest américaine (Caine 1991a). Les caprelles ne constituaient pas les proies préférentielles de *C. aggregata*, mais plutôt une option alimentaire temporaire d'une durée de quelques semaines à un moment critique du cycle de vie du poisson (Caine 1991a). Par contre, d'autres espèces de poissons ou des sous-populations d'une espèce de poisson, peuvent être des prédateurs spécialistes des caprelles (Holbrook et Schmitt 1992). Il se peut que les caprelles mâles soient plus vulnérables à la prédation par les poissons, étant donné leur taille plus grande (Ashton 2006).

6.0 REPRODUCTION ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS

6.1 Reproduction

Les populations de *C. mutica* étudiées dans leur milieu naturel en mer du Japon ainsi qu'en Écosse avaient un sex-ratio dominé par les femelles sauf durant la période de reproduction en été (Fedotov 1992, Ashton 2006). Les caprelles sont généralement caractérisées par un fort dimorphisme sexuel de taille et de forme, les mâles étant nettement plus grands, robustes et mieux armés (c'est-à-dire, avec des deuxièmes gnathopodes beaucoup plus développés) que les femelles (voir plus haut). Le dimorphisme sexuel, notamment le grossissement du gnathopode II et le développement d'épines sur son bord palmaire, s'expliquerait avant tout par une forte compétition sexuelle et le comportement de garde des mâles à l'égard des femelles (Caine 1991b, Conlan 1989, 1991). Le dimorphisme sexuel est très net chez *C. mutica* et des comportements d'agressivité envers d'autres mâles et de garde des femelles ont été observés au laboratoire (C. Turcotte, obs. pers.). Le comportement de garde par les caprelles mâles peut contribuer entre autres à augmenter la survie des femelles pendant et après la mue de maturation qui précède immédiatement l'accouplement et la ponte (Caine 1991b, Conlan 1991).

Chez les caprelles, comme chez tous les autres amphipodes, les œufs sont pondus et incubés dans la poche marsupiale formée par les oostégites sous l'abdomen de la femelle (Figure 2). Le développement embryonnaire et larvaire se fait à l'intérieur de l'œuf et, à l'éclosion, apparaît un juvénile assez semblable, par sa forme générale, à l'adulte. Les caprelles juvéniles demeurent dans la poche marsupiale ou au proche voisinage de leur mère pendant une période qui peut durer de quelques heures à 3–4 semaines après l'éclosion, selon l'espèce (Arimoto 1976, Aoki et Kikuchi 1991, Aoki 1999; voir plus bas). Il n'y a donc pas de phase de dispersion larvaire planctonique, ce qui constitue un avantage dans la mesure où les caprelles juvéniles se retrouvent dans les conditions d'habitat appropriées dès l'éclosion ou après avoir quitté leur mère. Le nombre d'œufs par portée peut varier entre 15 et 363 par femelle chez *C. mutica* et il existe une corrélation positive entre la fécondité et la longueur des femelles (Vassilenko 1991, Fedotov 1992, Ashton 2006, Nakajima et Takeuchi 2008). *C. mutica* ne se démarque pas de cinq autres espèces de *Caprella* par sa fécondité et la taille de ses œufs (Vassilenko 1991). Il est à noter que Caine (1991b) a postulé l'existence d'œufs nourriciers chez *C. laeviusculus*, qui contribueraient à améliorer la survie des juvéniles après l'éclosion.

Lors d'expériences en laboratoire effectuées par Cook *et al.* (2007b), les femelles de *C. mutica* ont démontré une productivité considérée élevée à des températures de 13–14 °C en produisant leur première portée à une longueur totale moyenne de 8,5 mm, correspondant au stade (« instar ») VII, qui est atteint environ 44 jours après l'éclosion (d'après leur tableau 1) et en libérant une première progéniture environ 53 jours après leur éclosion. Les femelles ont produit en moyenne deux portées avant de mourir, la deuxième portée étant relâchée en moyenne 20 jours après la première. Les juvéniles de *C. mutica* ont émergé de la poche marsupiale à une longueur totale d'environ 1,3 mm (Cook *et al.* 2007b). La précocité reproductive et l'itéroparité

des femelles, qui sont des caractéristiques partagées aussi par d'autres espèces de *Caprella* (e.g. Takeuchi et Hirano 1991), permettent une croissance démographique rapide. Il est de plus vraisemblable que les mâles de *C. mutica* puissent se reproduire avant le plein développement des caractères sexuels secondaires, comme c'est le cas chez *C. gorgonia* (Lewbel 1978) et d'autres amphipodes à fort dimorphisme sexuel (Conlan 1989, 1991).

Les caractéristiques de la reproduction de *C. mutica* pourraient cependant être différentes en nature et aussi varier selon les conditions environnementales entre les régions et à l'intérieur de celles-ci. Fedotov (1992) a étudié la dynamique et la reproduction de la population de *C. mutica* de la baie de Posyet, dans la mer du Japon. Les femelles écloses au printemps (mai) atteignaient la maturité sexuelle à une longueur totale moyenne de 6 mm en juin–juillet, environ deux mois après leur éclosion, alors que celles écloses en juillet–août n'atteignaient pas la maturité sexuelle avant janvier–février, soit environ six mois après leur éclosion. Les juvéniles quittant leur mère mesuraient 1,8 mm de longueur totale. Enfin, Fedotov (1992) a estimé que l'incubation des œufs durait 30–40 jours à des températures variant entre 13 et 17 °C et 60 jours à une température variant entre 0 et 2 °C. De façon générale chez les amphipodes, on peut s'attendre à ce que la croissance soit plus lente, la maturité plus tardive et la durée d'incubation plus longue à mesure que croît la latitude ou que décroît la température à l'intérieur de l'aire de distribution d'une espèce (Sainte-Marie 1991).

Les femelles de plusieurs espèces du genre *Caprella* ont un comportement de soins maternels après l'éclosion des juvéniles (Lim et Alexander 1986, Thiel 1997, 2003, Aoki 1999). Chez les espèces les mieux étudiées de ce point de vue, soit *C. decipiens*, *C. monoceros* et *C. scaura*, les juvéniles demeurent sur ou autour de leur mère jusqu'à 26 jours après l'éclosion (Aoki et Kikuchi 1991, Aoki 1997). La période de soins maternels pourrait être obligatoire pour les juvéniles récemment éclos de plusieurs espèces de caprelles, car ils sont faibles et incapables de s'accrocher à la plupart des substrats sauf leur mère. De plus, en cas de danger, la mère peut offrir spontanément une protection ou transporter à l'abri ses rejetons plus vieux qui sont demeurés à proximité (Aoki 1997). Le développement sans phase larvaire et les soins maternels assureraient une survie très élevée de la progéniture. L'existence de soins maternels n'est pas encore documentée pour *C. mutica*. D'après Aoki (1999), les soins maternels sont peu développés ou inexistants chez les espèces du genre *Caprella* qui produisent de grands juvéniles (> 1,6 mm de longueur totale à l'éclosion) ou qui sont associées à des structures biogéniques qui offrent une protection aux juvéniles, comme par exemple les hydrozoaires à forme arborescente.

6.2 Dynamique des populations

Dans l'habitat naturel de *C. mutica* en mer du Japon, il y aurait deux générations par année donnant lieu à deux périodes annuelles de reproduction, l'une au printemps, de mars à mai, et l'autre à l'été, de juin à juillet. Les juvéniles apparaissant en mai seraient prêts à se reproduire dès juin ou juillet et ceux apparaissant à la fin de l'été hiverneraient, assurant le renouveau de la population au printemps suivant (Fedotov 1992). Les observations faites sur *C. mutica* dans la baie de Cascapédia (baie des Chaleurs, Québec) suggèrent aussi l'existence de deux générations

de caprelles par année (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, données non publiées). Le fait que *C. mutica* ait plus d'une génération par année amplifie son potentiel de croissance démographique. En Écosse, où le climat est plus clément, on a observé des femelles ovigères à l'année longue (K.J. Willis, Scottish Association for Marine Science, Dunstaffnage Marine Laboratory, Oban, UK, comm. pers.).

En mer du Japon et en Écosse, les fluctuations saisonnières d'abondance de *C. mutica* semblent suivre les cycles annuels de production primaire (Fedotov 1992, Ashton 2006). Dans les deux cas, la population atteint un pic d'abondance en août–septembre et décline pendant la période hivernale. L'étude de Buschbaum et Gutow (2005) réalisée en mer du Nord démontre que les individus de *C. mutica* plus grands que 10 mm de longueur totale sont presque absents à partir de la mi-novembre, indiquant la mort des adultes après leur dernière portée tard à l'automne. Ce genre de cycle de vie est typique des amphipodes des régions tempérées (Bynum 1978).

Les densités de *C. mutica* sur des structures artificielles peuvent être très élevées, mais celles enregistrées dans la baie de Cascapédia (Québec) excèdent toutes les valeurs publiées jusqu'à présent. Notamment, les densités mesurées sur les collecteurs à naissain de moules de la baie de Cascapédia sont largement supérieures à celles rapportées dans l'habitat d'origine de *C. mutica* dans la mer du Japon (voir Fedotov 1992). En octobre 2005 par exemple, une moyenne de 2 344 individus par 10 cm linéaire de collecteur a été observée dans la baie de Cascapédia, ce qui est équivalent à 468 800 individus par m^2 (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). La densité rapportée se rapprochant le plus de cette valeur est celle retrouvée à Dunstaffnage en Écosse par Ashton (2006) sur des panneaux de plastique installés près de structures artificielles, tels que marinas et pontons, et qui était de 319 000 individus par m^2. En comparaison, la densité maximale de *C. mutica* dans son habitat naturel est de 1 220 ou 2 600 individus par m^2 selon la localité (Fedotov 1992, Vassilenko 2006).

7.0 IMPACTS DE L'INTRODUCTION DE LA CAPRELLE JAPONAISE

Malgré l'introduction de *C. mutica* dans de nombreux pays, peu d'impacts directs ou indirects ont été relatés. La dynamique de population de *C. mutica* suggère que c'est au courant de l'été que son impact est le plus susceptible de se faire sentir, en raison de son abondance plus élevée (Ashton 2006; B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Les mytiliculteurs d'Écosse et du Québec ont rapporté une diminution du captage et de la croissance du naissain de moules *Mytilus* spp. depuis l'apparition de *C. mutica* (Ashton 2006, B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Une relation de cause à effet n'a pu être confirmée en Écosse (Ashton 2006). Cependant, les travaux de terrain et de laboratoire effectués au Québec ont permis de confirmer un effet négatif de *C. mutica* sur le naissain de moules, d'en documenter les mécanismes sous-jacents et de proposer des mesures d'atténuation (B. Sainte-Marie et C. Turcotte, obs. pers.). Selon Ashton (2006), la fin de l'automne ou l'hiver, après la période de reproduction intense et lorsque l'abondance de *C. mutica* atteint un minimum, serait un moment judicieux pour tenter d'en contrôler les populations.

L'effet potentiel sur la structure de la chaîne alimentaire et sur les niveaux trophiques supérieurs constitue une préoccupation importante face à l'introduction d'une espèce exotique dans un écosystème (Grosholz 2002). L'apparition de *C. mutica* en Californie a entraîné un changement marqué dans l'alimentation du poisson *Oxylebius pictus* sur les récifs artificiels où la caprelle était abondante par rapport aux récifs naturels avoisinants où la caprelle n'était pas abondante (Page *et al.* 2007). Le transfert de l'effort de prédation d'une espèce indigène à une espèce envahissante plus abondante et plus accessible peut entraîner des conséquences importantes pour le prédateur qui peut se trouver désavantagé ou avantagé selon les circonstances (Page *et al.* 2007). Un avantage serait une grande abondance de nourriture, tandis qu'un désavantage surviendrait dans le cas où l'espèce envahissante possède une valeur nutritive inférieure à celle de la proie indigène. La composition en acides gras de *C. mutica*, décrite par Kawashima *et al.* (1999), semble cependant en faire une nourriture de qualité pour des poissons. Il est cependant important de noter que Takeuchi *et al.* (2001) ont remarqué une bioaccumulation marquée du contaminant butylétain chez les *Caprella* spp. et, à ce titre, ce genre pourrait être un excellent bio-indicateur de la pollution.

L'introduction et le développement de populations de *C. mutica* pourrait cependant avoir d'autres conséquences sur le réseau trophique indigène. *C. mutica* peut certes constituer une source de nourriture supplémentaire pour certains micro- ou macro-prédateurs et pourrait améliorer leur condition, mais son abondance peut aussi entraîner une diminution de la richesse et de l'abondance des espèces d'invertébrés indigènes, à tout le moins sur les structures artificielles (Page *et al.* 2007). Dans son aire de distribution exotique, *C. mutica* ne semble pas coloniser les substrats naturels (voir plus haut). Il est donc de ce fait difficile d'établir les effets potentiels de *C. mutica* sur les écosystèmes naturels. Cependant, une étude de laboratoire a démontré l'agressivité de *C. mutica* à l'égard d'une espèce de caprelle indigène à l'est du Canada, *C. linearis*, et sa capacité à la déplacer et à la tuer. À de fortes densités, *C. mutica* pouvait complètement exclure *C. linearis* d'habitats, qu'ils soient pourvus ou non d'abris (Shucksmith *et al.* 2009).

8.0 CONCLUSION

Caprella mutica semble bien établie dans certaines parties du Canada maritime et serait en expansion d'aire. Van der Velde *et al.* (2000) ont établi une liste des caractéristiques qui font d'un crustacé un bon envahisseur. En voici quelques-unes qui décrivent bien *C. mutica* :

- Abondante et largement distribuée dans son aire d'origine,
- Diversité génétique élevée dans son aire d'origine,
- Tolérance à une grande variabilité environnementale,
- Diète variée – opportuniste,
- Commensale avec les activités humaines.

D'autres attributs favorables identifiés par Van der Velde *et al.* (2000) déterminent un « potentiel biotique » élevé (stratégie de type « r ») et caractérisent aussi *C. mutica* :

- Court délai entre les générations,
- Croissance rapide,
- Maturité sexuelle précoce,
- Forte capacité reproductive.

Cependant, ces caractéristiques de reproduction sont largement répandues parmi les amphipodes (Sainte-Marie 1991) et en particulier parmi des espèces de caprelles sympatriques à *C. mutica* dans son aire de distribution d'origine. Le fait qu'aucune de ces autres espèces de caprelle n'ait eu de succès comme envahisseur (Ashton 2006), à l'exception possible de *C. acanthogaster* (voir Hines et Ruiz 2000, Guerra-García et Takeuchi 2004, Lewis *et al.* 2006), suggère que le potentiel biotique seul ne peut expliquer l'établissement et l'expansion rapide de *C. mutica* en Amérique du Nord et en Europe. Pour les amphipodes gammaridiens, Devin et Beisel (2007) ont trouvé que la tolérance à une grande variabilité environnementale – et spécifiquement un caractère euryhalin – était un des facteurs importants expliquant le potentiel d'invasion d'une espèce en milieu dulcicole et saumâtre. Néanmoins, ces auteurs, comme Grabowski *et al.* (2007), concluent que c'est la conjugaison de plusieurs caractéristiques qui détermine le succès d'un amphipode envahisseur.

Le fait que *C. mutica* se retrouve uniquement – ou presque uniquement – sur des structures artificielles dans son aire de distribution exotique est intrigant, compte tenu de son potentiel biotique et de sa capacité de dispersion élevés et du fait qu'elle soit établie depuis plus de 10–20 ans dans plusieurs localités d'Amérique du Nord et d'Europe. Par comparaison, les autres amphipodes envahisseurs semblent s'implanter plutôt rapidement dans le milieu naturel et peuvent causer de graves préjudices à l'écosystème (e.g. Van der Velde *et al.* 2000, Devin et Beisel 2007, Bollache *et al.* 2008). L'étroite association entre *C. mutica* et les structures artificielles, si elle persiste, peut suggérer que le facteur « commensal avec les activités humaines » est particulièrement important, autant pour l'introduction initiale que pour l'établissement et l'essor subséquent des populations. La présence de *C. mutica* sur des structures d'élevage est probablement favorisée par un accès facile à une source constante et abondante de matière organique particulaire (plancton, moulées ou feces). Bien que *C. mutica* n'ait apparemment pas causé de dommages notables à ce jour dans les écosystèmes naturels, il est certain que, comme toute espèce envahissante, son introduction constitue une menace potentielle pour la biodiversité et les activités économiques.

9.0 REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Louise Gendron, Chris McKindsey, Nathalie Simard ainsi que Anne-Marie Clément pour leurs judicieux commentaires lors de la révision du manuscrit et Diane

Bélanger pour son assistance à la mise en page. Un merci tout particulier à Chris Ashelby pour la Figure 1 tirée de Ashelby (2005) publié dans Essex Naturalist.

10.0 RÉFÉRENCES

Aoki, M. 1997. Comparative study of mother-young association in caprellid amphipods: Is maternal care effective? J. Crustac. Biol. 17: 447–458.

Aoki, M. 1999. Morphological characteristics of young, maternal care behaviour and microhabitat use by caprellid amphipods. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 79: 629–638.

Aoki, M. et T. Kikuchi. 1991. Two types of maternal care for juveniles observed in *Caprella monoceros* Mayer, 1980 and *Caprella decipiens* Mayer, 1890 (Amphipoda : Caprellidae). Hydrobiologia 223: 229–237.

Arimoto, I. 1976. Taxonomic studies of caprellids (Crustacea, Amphipoda, Caprellidae) found in the Japanese and adjacent waters. Spec. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., Ser. III, v + 229 p.

Ashelby, C. 2005. The occurrence and distribution of non-native fauna in Harwich Harbour and the Stour and Orwell estuaries, including new records of *Caprella mutica* Schurin 1935 and *Bugula stolonifera* Ryland 1960. Essex Natur. 22: 103–116.

Ashton, G.V. 2006. Distribution and dispersal of the non-native caprellid amphipod, *Caprella mutica* Schurin 1935. Ph.D. thesis, Univ. Wales, Swansea, Wales, 180 p.

Ashton, G.V., K. Boos, R. Shucksmith et E. Cook. 2006. Risk assessment of hull fouling as a vector for marine non-natives in Scotland. Aquat. Invas. 1: 214–218.

Ashton, G.V., E.I. Riedlecker et G.M. Ruiz. 2008a. First non-native crustacean established in coastal waters of Alaska. Aquat. Biol. 3: 133–137.

Ashton, G.V., M.I. Stevens, M.C. Hart, D.H. Green, M.T. Burrows, E.J. Cook et K.J. Willis. 2008b. Mitochondrial DNA reveals multiple Northern Hemisphere introductions of *Caprella mutica* (Crustacea, Amphipoda). Mol. Ecol. 17: 1293–1303.

Ashton, G.V., K.J. Willis, E.J. Cook et M. Burrows. 2007a. Distribution of the introduced amphipod, *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Amphipoda: Caprellida: Caprellidae) on the west coast of Scotland and a review of its global distribution. Hydrobiologia 590: 31–41.

Ashton, G.V., K.J. Willis, M.T. Burrows et E.J. Cook. 2007b. Environmental tolerance of *Caprella mutica*: Implications for its distribution as a marine non-native species. Mar. Environ. Res. 64: 305–312.

Astudillo, J.C., M. Bravo, C.P. Dumont et M. Thiel. 2009. Detached aquaculture buoys in the SE Pacific: potential dispersal vehicles for associated organisms. Aquat. Biol. 5: 219–231.

Bavestrello, G., C. Cerrano, R. Cattaneo-Vietti et M. Sarà. 1996. Relations between *Eudendrium glomeratum* (Cnidaria, Hydromedusae) and its associated vagile fauna. Sci. Mar. 60: 137–143.

Bollache, L., J.T.A. Dick, K.D. Farnsworth et W.I. Montgomery. 2008. Comparison of the functional responses of invasive and native amphipods. Biol. Lett. 4: 166–169.

Buschbaum, C. et L. Gutow. 2005. Mass occurrence of an introduced crustacean (*Caprella cf. mutica*) in the south-eastern North Sea. Helgoland Mar. Res. 59: 252–253.

Bynum, K.H. 1978. Reproductive biology of *Caprella penantis* Leach, 1814 Amphipoda: Caprellidae) in North Carolina, USA. Est. Coast. Mar. Sci. 7: 473–485.

Caine, E.A. 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea, Amphipoda) from the northwestern Florida Gulf coast. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 15: 81–96.

Caine, E.A. 1977. Feeding mechanisms and possible resource partitioning of the Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) from Puget Sound, USA. Mar. Biol. 42: 331–336.

Caine, E.A. 1978. Habitat adaptations of North American caprellid Amphipoda (Crustacea). Biol. Bull. 155: 288–296.

Caine, E.A. 1980. Ecology of two littoral species of caprellid amphipods (Crustacea). Mar. Biol. 56: 327–335.

Caine, E.A. 1989. Relationship between wave activity and robustness of caprellid amphipods. J. Crustac. Biol. 9: 425–431.

Caine, E.A. 1991a. Caprellid amphipods: Fast food for the reproductively active. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 148: 27–33.

Caine, E.A. 1991b. Reproductive behaviour and sexual dimorphism of a caprellid amphipod. J. Crustac. Biol. 11: 56–63.

Caine, E.A. 1998. First case of caprellid amphipod-hydrozoan mutualism. J. Crustac. Biol. 18: 317–320.

Camillo, C.D., M. Bo., A. Lavorato, C. Morigi, M. Segre-Reinach, S. Puce et G. Bavestrello. 2008. Foraminifers epibiontic on *Eudendrium* (Cnidaria: Hydrozoa) from the Mediterranean Sea. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 88: 485–489.

Carlton, J.T., 1979. History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North America. Ph.D. thesis, University of California, Davis, 904 p.

Carlton, J.T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 23: 313–371.

Cohen, A.N. et J.T. Carlton. 1995. Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and delta. A report for the

United States Fish and Wildlife Service, Washington, DC and the National Sea Grant College Program Connecticut Sea Grant Program, No. CONNT95002, 272 p.

Conlan, K.E. 1989. Delayed reproduction and adult dimorphism in males of the amphipod genus *Jassa* (Corophioidea, Ischyroceridae) – an explanation for systematic confusion. J. Crustac. Biol. 9: 601–625.

Conlan, K.E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. Hydrobiologia 223: 255–282.

Cook, E.J., M. Jahnke, F. Kerchof, D. Minchin, M. Faasse, K. Boos et G. Ashton. 2007a. European expansion of the introduced amphipod *Caprella mutica* Schurin 1935. Aquat. Invas. 2 : 411–421.

Cook, E.J., K.J. Willis et M. Lozano-Fernandez. 2007b. Survivorship, growth and reproduction of the non-native *Caprella mutica* Schurin, 1935 (Crustacea: Amphipoda). Hydrobiologia 590: 55–64.

Critchley, A.T. 1983. *Sargassum muticum*: a taxonomic history including world-wide and western Pacific distributions. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 63: 617–625.

Critchley, A.T., W.F. Farnham et S.L. Morrell. 1983. A chronology of new European sites of attachment for the invasive brown alga, *Sargassum muticum*, 1973–1981. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 63: 799–811.

Devin, S. et J.-N. Beisel. 2007. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. Biol. Invas. 9: 13–24.

Druehl, L. 1973. Marine transplantations. Science 179: 12.

Dubiaski-Silva, J. et S. Masunari. 2008. Natural diet of fish and crabs associated with the phytal community of *Sargassum cymosum* C. Agardh, 1820 (Phaeophyta, Fucales) at Ponta das Garoupas, Bombinhas, Santa Catarina State, Brazil. J. Natur. Hist 42: 1907–1922.

Fedotov, P.A. 1992. Population and production biology of amphipod *Caprella mutica* in Poyset Bay, Sea of Japan. Russ. J. Mar. Biol.17: 224–230.

Frey, M.A., H.N. Gartner, C.C. Murray et T.W. Therriault. 2009. First confirmed records of the non-native amphipod *Caprella mutica* (Schurin 1935) along the coast of British Columbia, Canada, and the potential for secondary spread via hull fouling. Aquat. Invas. 4: 495–499.

Genzano, G.N. 2005. Trophic ecology of a benthic intertidal hydroid, *Tubularia corcea*, at Mar del Plata, Argentina. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 85: 307–312.

Grabowski, M., K. Bacela et A. Konopacka. 2007. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits. Hydrobiologia 590: 75–84.

Grosholz, E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. Tr. Ecol. Evol. 117: 22–27.

Guerra-García, J.M. 2001. Habitat use of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa. Ophelia 55 : 27–38.

Guerra-García, J.M. et J.M.T. De Figueroa. 2009. What do caprellids (Crustacea: Amphipoda) feed on? Mar. Biol. 156: 1881–1890.

Guerra-García, J.M. et I. Takeuchi. 2004. The Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Tasmania. J. Nat. Hist. 38: 967–1044.

Highsmith, R.C. 1985. Floating and algal rafting as potential dispersal mechanisms in brooding invertebrates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 25 : 169–179.

Hines A.H. et G.M. Ruiz. 2000. Biological invasions of cold-water ecosystems: ballast-mediated introductions in Port Valdez/Prince William Sound, Alaska. Report submitted to the Regional Citizens' Advisory Council of Prince William Sound. En ligne www.pwsrcac.org/docs/d0018502.pdf (consulté en février 2009)

Holbrook, S.J. et R.J. Schmitt. 1992. Causes and consequences of dietary specialization in surfperches: Patch choice and intraspecific competition. Ecology 73: 402–412.

Hosono, T. et H. Munehara. 2001. Caprellids (Crustacea, Amphipod, Caprellidea) from Usujiri, Pacific coast of southern Hokkaido. Bull. Fish. Sci., Hokkaido Univ. 52: 11–37.

Inglis, G., N. Gust, I. Fitridge, O. Floerl, C. Woods, B. Hayden et G. Fenwick. 2006. Port of Timaru. Baseline survey for non-indigenous marine species (Research Project ZBS2000/04). Biosecurity N.Z. Tech. Pap. No 2005/06, 93 p.

Kawashima, H., I. Takeuchi et M. Ohnishi. 1999. Fatty acid compositions in four of caprellid amphipod species (Crustacea) from Otsuchi and Mutsu Bays in northern Japan. J. Jpn. Oil Chem. Soc. 48: 595–599.

Keith, D.E. 1969. Aspects of feeding in *Caprella californica* Stimpson and *Caprella equilibra* Say (Amphipoda). Crustaceana 16: 119–124.

Krapp-Schickel, T. 1993. Do algal-dwelling amphipods react to the 'critical zones' of a coastal slope? J. Natur. Hist. 27: 883–900.

Krapp-Schickel, T. et I. Takeuchi. 2005. A new species of *Caprella* (Amphipoda: Caprellidae) from the Cape Verde Islands (Atlantic), with note on Mediterranean *Caprella liparotensis*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 85: 93–100.

Laubitz, D.R. 1970. Studies on the Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) in the American North Pacific. Natl. Mus. Nat. Sci. Can., Publ. Biol. Oceanogr. 1: 89 p.

Laubitz, D.R. 1972. The Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) of Atlantic and Arctic Canada. Natl. Mus. Nat. Sci. Can., Publ. Biol. Oceanogr. 4: 82 p.

Lauerman, L.M.L. 1998. Diet and feeding behaviour of the deep-water sea star *Rathbunaster californicus* (Fisher) in the Monterey Submarine Canyon. Bull. Mar. Sci. 63: 523–530.

Lewbel, G.S. 1978. Sexual dimorphism and intraspecific aggression, and their relationship to sex ratios in *Caprella gorgonia* Laubitz & Lewbel (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 33: 133–151.

Lewis, P.N., D.M. Bergstrom et J. Whinam. 2006. Barging in: a temperate marine community travels to the subantarctic. Biol. Invas. 8: 787–795.

Lim, S.T.A. et C.G. Alexander. 1986. Reproductive behaviour of the caprellid amphipod, *Caprella scaura typica*, Mayer 1890. Mar. Behav. Physiol. 12 : 217–230.

Locke, A., J.M. Hanson, K.M. Ellis, J. Thompson et R. Rochette. 2007. Invasion of the southern Gulf of St. Lawrence by the clubbed tunicate (*Styela clava* Herdman): Potential mechanisms for invasions of Prince Edward Island estuaries. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 342: 69–77.

Marelli, D.C. 1981. New records for Caprellidae in California, and notes on a morphological variant of *Caprella verrucosa* Boeck, 1871. Proc. Biol. Soc. Wash. 94: 654–662.

Martin, D.M. 1977. A survey of the Family Caprellidae (Crustacea, Amphipoda) from selected sites along the Northern California coast. Bull. South Calif. Acad. Sci. 76: 146–167.

McCain, J.C. 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the western North Atlantic. Smithsonian Natl Mus. Bull. 278. 147 p.

Michel, K., S. Nauwelaerts, E. Stamhuis et K. Boos. 2007. Is the Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* a filter feeder? I. Head morphology and kinematics. Comp. Bioch. Physiol. Part A 146, S125 (résumé seulement).

Nakajima, K. et I. Takeuchi. 2008. Rearing method for *Caprella mutica* (Malacostraca: Amphipoda) in an exhibition tank in the port of Nagoya Public Aquarium, with notes on reproductive biology. J. Crustac. Biol. 28: 171–174.

Nauwelaerts, S., K. Michel, E. Stamhuis et K. Boos. 2007. Is the Japanese skeleton shrimp *Caprella mutica* a filter feeder? II. Mechanics. Comp. Bioch. Physiol. Part A 146, S126 (résumé seulement).

O'Gorman, E., R. Enright et M. Emmerson. 2008. Predator diversity enhances secondary production and decreases the likelihood of trophic cascades. Oecologia 158: 557–567.

Paetzold, S.C., J. Davidson et D. Giberson. 2008. Responses of *Mitrella lunata* and *Caprella* spp., potential tunicate micropredators, in Prince Edward Island estuaries to acetic acid anti-fouling treatments. Aquaculture 285 : 96–101.

Page, H.M., J.E. Dugan, C.S. Culver et J.C. Hoesterey. 2006. Exotic invertebrate species on offshore oil platforms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 325: 101–107.

Page, H.M., J.E. Dugan, D.M. Schroeder, M.M. Nishimoto, M.S. Love et J.C. Hoesterey. 2007. Trophic links and condition of a temperate reef fish: Comparisons among offshore oil platform and natural reef habitats. Mar. Ecol. Prog. Ser. 344: 245–256.

Pederson, J., R. Bullock, J. Carlton, J. Dijkstra, N. Dobroski, P. Dyrynda, R. Fisher, L. Harris, N. Hobbs, G. Lambert, E. Lazo-Wasem, A. Mathieson, M.-P. Miglietta, J. Smith, J. Smith III et M. Tyrrell. 2003. Marine invaders in the Northeast. Rapid assessment survey of non-native and native marine species of float floating dock communities. Massachussets Institute of Technology Sea Grant College Program Publication No. 05-3, 40 p.

Platvoet, D., R.H. De Bruyne et A.W. Gmelig Meyling. 1995. Description of a new Caprella-species from Netherlands: *Caprella macho* nov. spec. (Crustacea, Amphipoda, Caprellidea). Bull. Zool. Mus. 15: 1–4.

Riedlecker, E.I., G.V. Ashton et G.M. Ruiz. 2009. Geometric morphometric analysis discriminates native and non-native species of Caprellidae in western North America. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 89: 535–542.

Rueness, J. 1989. *Sargassum muticum* and other introduced Japanese macroalgae: biological pollution of European coasts. Mar. Poll. Bull. 20: 173–176.

Sainte-Marie, B. 1986. Feeding and swimming of lysianassid amphipods in a shallow cold-water bay. Mar. Biol. 91: 219–229.

Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. Hydrobiologia 223: 189–227.

Sainte-Marie, B. et P. Brunel. 1985. Suprabenthic gradients of swimming activity by cold-water gammaridean amphipod Crustacea over a muddy shelf in the Gulf of St. Lawrence. Mar. Ecol. Prog. Ser. 23: 57–69.

Sano, M., M. Omori et K. Taniguchi. 2003. Predator-prey systems of drifting seaweed communities off the Tohoku coast, northern Japan, as determined by feeding habit analysis of phytal animals. Fish. Sci. 69: 260–268.

Saunders, C.G. 1966. Dietary analysis of caprellids (Amphipoda). Crustaceana 10: 314–416.

Schevchenko, O.G., T.Y. Orlova et S.I. Maslennikov. 2004. Seasonal dynamics of the diatoms of the genus *Chaetoceros* Ehrenberg in Amursky Bay (Sea of Japan). Russ. J. Mar. Biol: 30, 11–19.

Schurin, A. 1935. Zur Fauna der Caprelliden der Bucht Peters des Grossen (Japanisches Meer). Zool. Anz. 122: 198–203.

Setzer, R. et C. Link. 1971. The wandering of *Sargassum muticum* and other relations. Stomatopod 2: 5–6.

Shucksmith, R., E.J. Cook, D.J. Hughes et M.T. Burrows. 2009. Competition between the non-native amphipod *Caprella mutica* and two native species of caprellids *Pseudoprotella phasma* and *Caprella linearis*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 89: 1125–1132.

SITI (Système d'information taxonomique intégré). 2009. En ligne : www.itis.gov. (consulté en février 2009).

Takeuchi, I. 1995. Suborder Caprellidea. Pp 193–205 *dans* S. Nishimura (éd.), Guide to seashore animals of Japan with color pictures and keys. Vol. II, Hoikusha, Japon.

Takeuchi, I. et R. Hirano. 1991. Growth and reproduction of *Caprella danilevskii* (Crustacea: Amphipoda) reared in the laboratory. Mar. Biol. 110: 391–397.

Takeuchi, I. et R. Hirano. 1995. Clinging behavior of the epifaunal caprellids (Amphipoda) inhabiting the Sargassum zone on the Pacific coast of Japan, with its evolutionary implications. J. Crustac. Biol. 15: 481–492.

Takeuchi, I., R. Kuwabara, R. Hirano et H. Yamakawa. 1987. Species of the Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) of the *Sargassum* zone on the Pacific coast of Japan. Bull. Mar. Sci. 41: 253–267.

Takeuchi, I., S. Takahashi, S. Tanabe et N. Miyazaki. 2001. *Caprella* watch: a new approach for monitoring butyltin residues in the ocean. Mar. Env. Res. 52: 97–113.

Thiel, M. 1997. Another caprellid amphipod with extended parental care: *Aeginina longicornis*. J. Crustac. Biol. 17: 275–278.

Thiel, M. 2003. Extended parental care in crustaceans – an update. Rev. Chil. Hist. Nat. 76 : 205–218.

Thiel, M., J.M. Guerra-Garcia, D.A. Lancelotti et N. Vasquez. 2003. The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. Rev. Chil. Hist. Nat. 76: 297–312.

Thiel, M. et L. Gutow. 2005a. The ecology of rafting in the marine environment. I. The floating substrata. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 42: 181–263.

Thiel, M. et L. Gutow. 2005b. The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 43: 279–418.

Tierney, T.D., F. Kane, O. Naughton, P. O'Donohoe, L. Copley et D. Jackson. 2004. On the occurrence of the caprellid amphipod, *Caprella mutica* Schurin 1935, in Ireland. Ir. Nat. J. 27: 437–439.

Van der Velde, G., S. Rajagopal,B. Kelleher, I.B.Musko et A. Bij de Vaate. 2000. Ecological impact of crustaceans invaders: General considerations and examples from the Rhine River. Pp 3–33 *dans* J.C. von Vaupel Klein et R. Schram (éds), The Biodiversity Crisis and Crustacea, Crustacean Issues 12, Balkema, Rotterdam.

Vassilenko, S.V. 1991. Ecophysiological characteristic of some common caprellids species in Possjet Bay (the Japan Sea). Hydrobiologia 223: 181–187.

Vassilenko, S.V. 2006. Caprellids. *Dans*: Adrianov, E.V. (Ed.), Biota for the Russian Waters of the Sea of Japan. Vol. 4.

Willis, K.J., E.J. Cook, M. Lozano-Fernandez, et I. Takeuchi. 2004. First record of the alien caprellid amphipod, *Caprella mutica* for the UK. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 84: 1027–1028.

Woods, C.M.C. 2009. Caprellid amphipods: An overlooked marine finfish aquaculture resource? Aquaculture 289: 199–211.